

hypoprophylle¹ ; le cône végétatif présente plusieurs ébauches foliaires ; enfin, si chez *Z. marina* la racine adventive axiale du protocorme reste rudimentaire, chez *Z. japonica* (YAMASHITA, 1973) elle est comparable, en tous points, à celle des *Poaceae*, formée dans la base radriculaire, dite « coléorhize ».

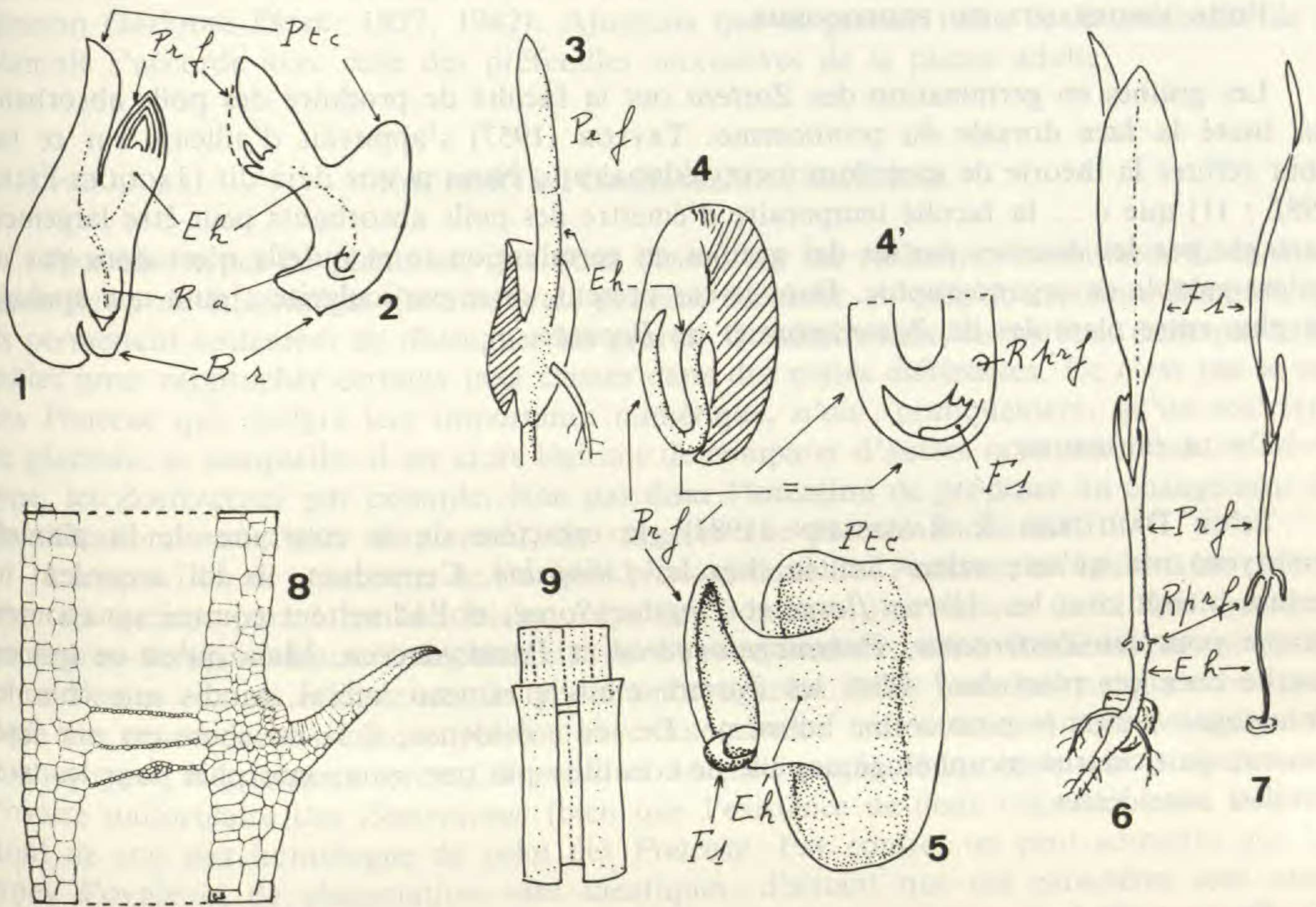
Malgré une morphologie singulière, qui résulte d'une croissance importante de la plantule dans un espace séminal restreint, l'organographie des *Zostera* n'est plus aucunement modifiée par la suite du développement. L'entrenœud-hypoprophylle s'allonge en se courbant vers la partie proximale du protocorme ; puis, la préfeuille, dont l'allongement est également important, se recourbe en sens inverse, se referme en étui clos sur le cône végétatif, et développe un apex subulé ; des racines, de deuxième génération organographique, se forment sur le nœud préfoliaire ; simultanément, le protocorme s'accroît longitudinalement et aussi par ses marges, qui viennent se refermer comme deux valves sur l'entrenœud et partiellement sur la préfeuille. Cette dernière particularité du protocorme se retrouve chez de nombreuses plantules de *Poaceae*, dont les marges du scutellum recouvrent le bourgeon. Elle n'apparaît pas sur les coupes minces, strictement sagittales ; mais elle a été très bien représentée chez *Zostera* par GRÖNLAND (1851), TAYLOR (1957), et surtout DE LANESSAN (1875)². Ces expansions du protocorme, latérales ou basales, n'ont pas de signification organographique. En conclusion, la plantule à maturité de *Z. japonica* est identique à celles des *Poaceae*, dont l'entrenœud-hypoprophylle s'allonge plus ou moins selon le degré d'éclaircissement, et dont les racines du nœud préfoliaire se forment très tôt (Pl. 1, 3, 4).

Notre conception du protocorme ramifié (JACQUES-FÉLIX, 1957 & 1958, 1982) permet donc une explication simple et rationnelle de la plantule, réputée étrange, des *Zostera*. Par contre, en appliquant des théories cotylédonaires, les auteurs ne pouvaient aboutir qu'à des interprétations erronées et divergentes, comme celles qui se sont trop longtemps affrontées à propos des *Liliopsida* en général et des *Poaceae* en particulier.

— Pour de nombreux auteurs comme DE LANESSAN (1875), plusieurs autres que cite TAYLOR (JENSEN, RAUNKIAER, ROSENBERG, GOEBEL, ARBER, K. V. O. DAHLGREN), TAYLOR lui-même (1957), puis NOZAWA (1970), YAMASHITA (1973), LY THI BA (1981), etc., le « cotylédon » ne pouvait être que le premier organe manifestement foliaire, c'est-à-dire, pour nous, la *préfeuille*. Quant au *protocorme*, chargé de réserves amylacées, dépourvu de cordon procambial dans sa partie distale, il était qualifié de partie inférieure de l'« hypocotyle », l'*entrenœud* en étant la partie supérieure. Ces auteurs précisaient plus ou moins les homologues avec les *Poaceae*, en identifiant leur « cotylédon » à la piléole ou coléoptile, et leur « hypocotyle » au scutellum. Plus exactement, pour DE LANESSAN, la partie infranodale du protocorme était l'« hypocotyle », et seule la partie supranodale correspondait au scutellum. Cette théorie, qui obligeait à imaginer un « hypocotyle » bien compliqué, surtout appliquée aux *Zostera*, n'a jamais été très en faveur pour les *Liliopsida* en général et les *Poaceae* en particulier.

1. Le terme hypoprophylle, proposé par BUGNON (Bull. Soc. bot. Fr. 114 : 21-32, 1967) pour désigner l'entrenœud de ramification chez la plante adulte, convient parfaitement pour le premier entrenœud produit par le protocorme.

2. Le travail, très bien illustré, publié par DE LANESSAN dans un recueil non spécialisé, est resté ignoré de la plupart des auteurs.



Pl. 1. — 1, plantule à maturité de *Zea mays*, coupe schématique $\times 6$; 2, embryon de *Zostera japonica* en cours d'organogénèse, coupe schématique $\times 66$; 3, plantule de *Zea mays* en cours de germination $\times 2$; 4, plantule de *Zostera marina* à maturité $\times 12$; 4', détail de 4 ; 5, embryon de *Zostera marina* en cours d'organogénèse \times env. 140 ; 6, plantule germée de *Zea mays* $\times 2/3$; 7, plantule germée de *Zostera marina* $\times 1$; 8, coupe d'une feuille de *Zostera marina* au niveau de l'articulation gaine-limbe $\times 50$; 9, articulation gaine-limbe de *Zostera marina* $\times 2$. (2, d'après YAMASHITA ; 5, d'après DE LANESSAN ; 7, d'après SETCHELL ; 8, d'après SAUVAGEAU). Ptc, protocorme ; Prf, préfeuille ; Eh, entrenœud-hypoprophylle ; Ra, racine adventive axiale du protocorme ; Rprf, racines adventives du nœud préfoliaire ; Br, base radriculaire ; F1, première feuille.

— MIRBEL (1810), GRÖNLAND (1851), SETCHELL (1929), TUTIN (1938), etc., avaient une conception plus habituelle, mais non meilleure. Pour eux, le protocorme était le « cotylédon » et, par conséquent, l'entrenœud, porteur de la plumule, devenait ainsi un « épilon » ! C'est la théorie qui a été le plus fréquemment soutenue en ce qui concerne les *Liliopsida* en général et les *Poaceae* en particulier.

— Frappé par la différence de structure des deux parties de la plantule des *Zostera*, HOFMEISTER (1852) avait judicieusement qualifié le protocorme d' « axe de premier ordre », et le rameau latéral d' « axe de deuxième ordre ». Il ne se préoccupait donc pas de situer un « cotylédon », mais rappelons que cet auteur, à propos des Graminées, a d'abord soutenu l'idée d'un « scutellum cotylédonnaire ligulé » (1849), puis celle d'une « piléole cotylédonnaire » (1861).

POILS ABSORBANTS DU PROTOCORME

Les graines en germination des *Zostera* ont la faculté de produire des poils absorbants sur toute la face dorsale du protocorme. TAYLOR (1957) s'appuyait d'ailleurs sur ce fait pour réfuter la théorie de scutellum « cotylédonaire ». Nous avons déjà dit (JACQUES-FÉLIX, 1982 : 11) que « ... la faculté temporaire d'émettre des poils absorbants peut être largement partagée par les diverses parties des graines en germination. » et qu'elle n'est donc pas un critère valable en organographie. Dans le cas présent, cette particularité ajoute une analogie de plus entre plantules de *Zosteraceae* et de *Poaceae*.

DE LA COURBURE

Selon DAHLGREN & RASMUSSEN (1983), le caractère de la courbure de la plantule (embryon) n'a qu'une valeur limitée chez les *Liliopsida*. Cependant, ils lui accordent un certain intérêt chez les *Alismatiflorae* et *Zingiberiflorae*, et l'admettent comme synapomorphique pour les *Zosteraceae*, *Potamogetonaceae* et *Posidoniaceae*. Mais qu'est-ce qui est courbe chez ces plantules ? Chez les *Zostera* c'est le rameau latéral, tandis que chez les *Potamogeton* c'est le protocorme lui-même. De toute évidence, si la courbure est une intéressante particularité morphologique, elle ne constitue pas une synapomorphie pour les trois familles considérées.

DE LA PRÉCOCITÉ

Nous avons déjà signalé que la plantule des *Zostera* a un développement plus précoce que celles des *Poaceae*. Nous savons aussi que ces dernières ont elles-mêmes une organogénèse séminale avancée, souvent traduite par un dépassement de certaines étapes. Ainsi, le trajet vasculaire peut s'établir directement entre le rameau latéral et la racine adventive, au détriment du trajet axial du protocorme.

Chez les *Zostera*, cette accélération est encore plus remarquable, car la plantule est littéralement prégermée (prête à l'autotrophie), avec effacement des premiers stades de développement habituels à la plupart des *Liliopsida* : pas d'albumen ; constitution de réserves dans la plantule (protocorme et rameau) ; pas de fonction haustoriale ; pas de procambium dans la partie supranodale du protocorme ; pas de racines adventives sur le protocorme (chez *Z. marina*), et une seule racine axiale chez *Z. japonica* ; premières racines directement sur le nœud préfoliaire, etc. (Pl. 1, 6, 7).

DE LA PRÉFEUILLE

Malgré la différenciation précoce du rameau latéral, et malgré la réduction fonctionnelle corrélative du protocorme, celui-ci conserve son rôle organogénique et détermine l'orientation du premier organe foliaire du rameau. Ceci est important puisque c'est cette

préfeuille, avec les caractères qui lui sont propres, qui est significative du processus de ramification (JACQUES-FÉLIX, 1957, 1982). Ajoutons que la grande taille de la préfeuille de la plantule s'accorde avec celle des préfeuilles successives de la plante adulte.

RAPPORTS POACEAE-ZOSTERACEAE

Plusieurs types de plantules, que nous basons sur les caractères transitoires de la morphologie et de la stratégie germinatives, peuvent coexister au sein de certaines familles, où ils permettent seulement de distinguer les genres. Corollairement, ils ne sont donc pas utilisables pour rapprocher certains taxa classés dans des unités différentes. Ce n'est pas le cas des *Poaceae* qui, malgré leur importance numérique, n'ont, pratiquement, qu'un seul type de plantule, et auxquelles il est alors légitime de comparer d'autres taxa présentant ce même type, les *Zosteraceae* par exemple. Non pas dans l'intention de proposer un changement de classification, mais, plus simplement, de suggérer une parenté ancestrale.

Lorsque l'on se préoccupe de l'origine phylogénique des *Poaceae*, on hésite à en rechercher les indices parmi les Hélobiales, réputées primitives, en raison de ce que quelques caractères fondamentaux, indépendants de l'environnement, sont foncièrement distincts. L'un d'entre eux est évidemment le type d'embryogenèse. Mais nous savons que cette typologie ne concorde pas nécessairement avec les grandes unités taxonomiques, puisque de mêmes types se partagent entre *Liliopsida* et *Magnoliopsida*. Il est également probable que l'ovaire uniloculaire des *Zosteraceae* (bien que l'existence de deux stigmates pose la question) ne soit pas homologue de celui des *Poaceae*. Par contre, on peut admettre que les types d'ovule et de placentation sont identiques, d'autant que ces caractères sont assez ambigus chez ces deux familles (ovaire pelté chez *Zostera* ; position évolutive en cours de croissance chez les *Poaceae*). Ce qui est certain, c'est que ces particularités de l'ovaire, convergentes ou homologues, conduisent à des structures et types de développement identiques : fruits monospermes, plus ou moins déhiscent (*Zostera*), ou caryopse (*Poaceae*) ; plantule prégermée, sans albumen (*Zostera*), ou avec albumen, mais latérale et précoce (*Poaceae*) ; mêmes types de germination (Pl. 1, 6, 7).

Quant à la question du périanthe et des bractées, il est facile d'admettre que le périanthe, également réduit chez les deux familles, et que les bractées, qui chez les *Poaceae* ont pris l'importance que l'on sait pour constituer l'épillet, proviennent d'un même type floral.

La physionomie graminéoïde des *Zostera*, souvent traduite dans le langage commun pour désigner ces plantes et leurs peuplements, repose sur des caractères morphologiques évidents. Ainsi, SAUVAGEAU (1890) précise que « Les feuilles sont toujours alternes-distiques, ligulées, engainantes ». Cependant, pour DAHLGREN & CLIFFORD (1982), la ligule ne serait qu'une extension stipulaire, de sorte qu'ils rangent les *Zosteraceae* avec les familles à feuilles stipulées, et les *Poaceae* avec celles à feuilles ligulées. Chez les *Liliopsida* la distinction est parfois subtile. Pour DEN HARTOG (1970 : 42) et pour nous, la feuille des *Zostera* est bien ligulée, avec articulation du limbe, finalement caduc, sur la gaine (Pl. 1, 8, 9).

L'étage inflorescentiel des *Zostera* est sympodial : chaque épi (avec sa feuille-spathe) est terminal et est relayé par un rameau sous-jacent identique, issu d'une préfeuille. Nous connaissons de telles dispositions chez certaines *Poaceae* : *Andropogoneae* et *Maydeae*, par ex.,

où il y a ramifications répétées sur préfeuilles. De même, l'épi unilatéral des *Zostera*, avec son rachis laminé, est analogue à certaines inflorescences de *Poaceae* : *Phyllorhachis* et certains *Paspalum*, par ex.

Cependant, de sérieuses réserves sont à faire quant à ces convergences morphologiques, car elles masquent d'importantes différences de structure. Tous les axes de *Zostera* ont une symétrie pétiolaire, c'est-à-dire qu'ils sont plus ou moins dorsi-ventraux, avec un cylindre central et deux faisceaux corticaux latéraux. Seul le premier entrenœud-hypoprophylle du protocorme ne présente pas cette particularité, puisque la préfeuille n'a elle-même qu'une seule nervure médiane. De plus, selon EICHLER (1875, 2^e éd. 1954)¹, SAUVAGEAU (1891), et d'autres auteurs, il y a concrescence ou entraînement partiel, sur chaque entrenœud, de l'axe principal et des rameaux latéraux, rudimentaires ou non. Cette question mériterait d'être revue (voir BUGNON, 1963 et TOMLINSON, 1982).

Les *Ophiobolus* (Ascomycètes) sont surtout connus pour être inféodés aux *Poaceae*, chez lesquelles ils occasionnent le piétin d'espèces prairiales et céréalières. Cependant, deux espèces, *O. maritimus* Sacc., et *O. halimus* Diehl & Mounce, ont été observées sur des *Zostera* (MOUNCE & DIEHL, 1934). Ce rapprochement n'a, semble-t-il, jamais été fait.

En conclusion, compte tenu de ce que certains caractères sont communs aux *Zosteraceae* et *Poaceae*, et que certains autres ont respectivement divergé chez ces deux familles en fonction de l'habitat (absence de stomates, réduction vasculaire, pollen filamenteux, réduction florale extrême chez les *Zosteraceae*), on peut raisonnablement suggérer que ces deux familles ont eu une souche commune.

Cette idée, que nous basions initialement sur la ressemblance des plantules, a déjà été soutenue par DE LANESSAN (1875). Cet auteur reconnaissait de nombreux points communs entre organes floraux et végétatifs. Sa conclusion était sans détour : « Nous pensons donc que les *Zostera* représentent le type aquatique, marin et réduit des Graminées et doivent être placés à la suite de cette famille, avec laquelle ils ont plus d'analogie qu'avec toutes les autres ».

Mais l'objet de la présente note était surtout de démontrer que la plantule des *Zostera* est un parfait exemple de protocorme ramifié.

BIBLIOGRAPHIE

- BUGNON, F., 1963. — La notion de concrescence congénitale et le cas des bourgeons « extra-axillaires » du *Zostera marina* L. *Bull. Soc. bot. Fr.* 110, Mém. : 92-101.
- DAHLGREN, R. & CLIFFORD, H. T., 1982. — *The Monocotyledons. A comparative Study.* Academic Press, 378 p.
- DAHLGREN, R. & RASMUSSEN, F. N., 1983. — Monocotyledon Evolution. Characters and Phylogenetic Estimation. *Evolutionary Biology* 16 : 255-395.
- EICHLER, A. W., 1875, 2^e éd. 1954. — *Blüthendiagramme*, Vol. I, 347 p.
- EMBERGER, L., 1960. — In CHADEFAUD & EMBERGER : *Traité de Botanique. II. Les Végétaux vasculaires*, Paris.

1. La figure de EICHLER est reproduite par EMBERGER (1960) : 1014.

- GRÖNLAND, J., 1851. — Beitrag zur Kenntniss der *Zostera marina* L. *Bot. Zeitung (Berlin)* 9 : 185-192 + *tab. IV*.
- HARTOG, C. DEN, 1970. — The sea-grasses of the World. Amsterdam, 275 p. + 31 pl. h.-t.
- HOFMEISTER, W., 1852. — Zur Entwicklungsgeschichte der *Zostera*. *Bot. Zeitung (Berlin)* 10 : 121-131, + 1 pl. (*tab. III*).
- JACQUES-FÉLIX, H., 1957 & 1958. — Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des Graminées : La nature axillaire de la gemmule. *C. r. Acad. Sc.* 245 : 1260-1263. — La nature adventive des racines séminales. *Ibid.* 245 : 2085-2088. — Conséquences terminologiques et rapports avec les autres types d'embryons. *Ibid.* 246 : 150-153.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1982. — Les Monocotylédones n'ont pas de cotylédon. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e sér., 4, *Adansonia* (1-2) : 3-40.
- LANESSAN, J. L. DE, 1875. — Organogénie de la fleur et du fruit des *Zostera marina* L. et *Z. nana* Roth. — Rapports des *Zostera* avec les Graminées. *Assoc. fr. avanc. Sc., Nantes* 1875 : 690-707 + 2 pl.
- LY THI BA, 1981. — Recherches sur la phylogénie des Ranales et des Hélobiales. *Rev. Gén. Bot.* 88 : 43-82 ; 105-197 ; 201-252 ; 347-373.
- MIRBEL, B. DE, 1810. — Examen de la division des végétaux en endorhizes et exorhizes. *Ann. Mus. Hist. nat.* 16 : 419-458 + 6 pl.
- MOUNCE, I. & DIEHL, W. W., 1934. — Note on a new *Ophiobolus* on Eelgrass. *Canad. J. Res.* 11 : 31 & 242-246.
- NOZAWA, Y., 1970. — Morphological studies of the embryo and seedling of *Zostera*. *Mem. Kagoshima Junshin Junior Coll.* 1 : 83-90.
- SAUVAGEAU, C., 1890. — Observations sur la structure des feuilles des plantes aquatiques : *Zostera*, ... *J. Bot.* 4 : 41-50 ; 68-76.
- SAUVAGEAU, C., 1891. — Sur les feuilles de quelques Monocotylédones aquatiques. *Ann. Sci. nat., Bot.*, 7^e sér., 13 : 103-296.
- SETCHELL, W. A., 1929. — Notes on *Zostera marina*. *Univers. Califor. Publ. Bot.* 14 : 389-452.
- TAYLOR, A. R. A., 1957. — Studies of the Development of *Zostera marina* L. I. The embryo and seed. *Can. J. Botany* 35 : 477-499.
- TOMLINSON, P. B., 1982. — *In Anatomy of the Monocotyledons. VII. Helobiae (Alismatidae)*, 560 p., 16 p. h.-t., Clarendon Press, Oxford.
- TUTIN, T. G., 1938. — The autecology of *Zostera marina* in relation to its wasting disease. *New phytologist* 37 : 50-71.
- YAMASHITA, T., 1973. — Über die Embryo- und Wurzelentwicklung bei *Zostera japonica*. *Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo* 3 (11) : 175-193.

